

PHYLOGÉNIE DES ÉDENTÉS XÉNARTHRES.

Par Robert HOFFSTETTER.

Un certain nombre de travaux en cours m'ont amené récemment (HOFFSTETTER, *a*) à proposer quelques remaniements dans la classification des Édentés Xénarthres. La présente note a pour but d'expliciter davantage ma conception en la présentant sous forme d'un arbre généalogique du sous-ordre (fig. 1). Les modifications proposées s'appuient essentiellement sur les observations suivantes :

1° Une étude de matériel topotypique (HOFFSTETTER, *a*, *b*) montre que les genres déséadiens *Orophodon* et *Octodontotherium* s'apparentent clairement aux Gravigrades par leur ostéologie, leur formule dentaire et leur hétérodonie. Mais leur structure dentaire rappelle plutôt celle des Tatous ; elle les éloigne des Gravigrades et des Paresseux, chez lesquels la dent contient toujours un gros noyau de vasodentine tendre. En outre, il semble bien, comme l'avaient suggéré TOURNOÛER et GAUDRY, suivis par L. KRAGLIEVICH, que les plaques dermiques décrites sous le nom de *Palaeopeltis* appartiennent aux mêmes animaux. Il s'agirait donc de Gravigrades cuirassés, ou « Paragravigrades », qui constituent une super-famille propre, les *Orophodontoidea*. Des différences importantes, qui portent sur la morphologie des dents et de l'astragale, séparent les deux genres. On peut cependant les conserver dans la famille des *Orophodontidae*, en les considérant comme les types respectifs de deux sous-familles, dont l'une est apparue au Musterien, tandis que l'autre a peut-être atteint le Colhuéhuapien.

2° Le fossile de la Laguna Carri-Laufquén Chica, attribué par J. L. KRAGLIEVICH et S. RIVAS (1951) au genre *Orophodon*, représente en réalité un tout autre animal, pour lequel j'ai proposé (HOFFSTETTER, *a*) le nom de *Pseudorophodon Kraglievichi*. L'interprétation des auteurs était parfaitement légitime, au moment où elle a été exprimée, le genre *Orophodon* n'étant alors connu que par une dent isolée. Elle est à présent contredite par la connaissance plus complète du véritable *Orophodon*. En fait, *Pseudorophodon* est un Cingulata, que sa dentition en série continue et son museau court rapprochent des Peltéphiliidés. Mais la forme de l'ouverture nasale, la section des dents et le style de la carapace en font au moins une famille particulière, les *Pseudorophodontidae*. Peut-être même, comme le sug-

gèrent KRAGLIEVICH et RIVAS, s'agit-il d'une super-famille intermédiaire entre Tatous et Glyptodontes. Cet intéressant rameau ne figure pas dans le tableau ci-joint, car l'âge de *Pseudorophodon* est indéterminé, puisqu'il s'agit d'un type unique, et que le gisement n'a fourni aucune faune associée.

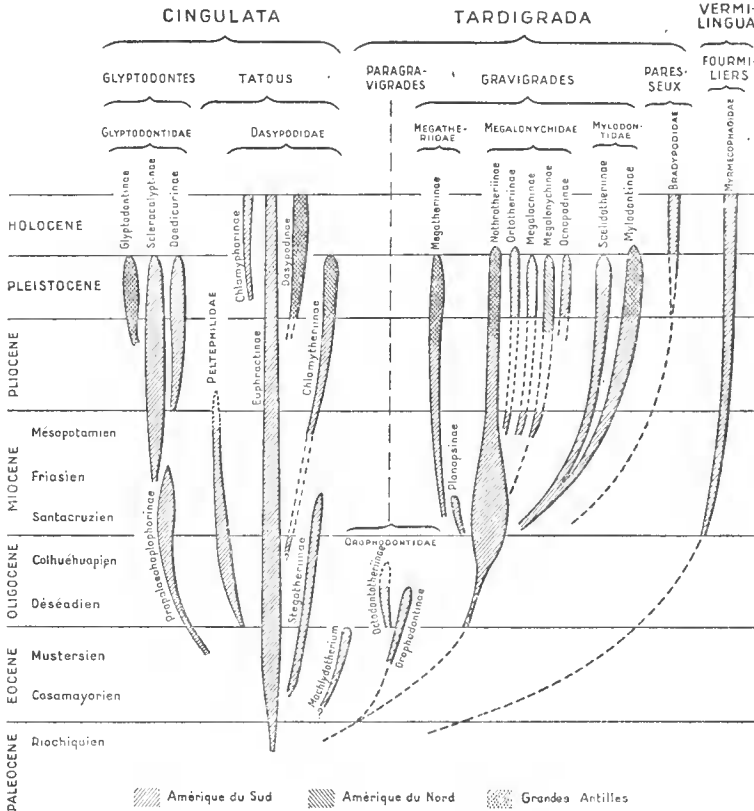


FIG. 1. — Arbre généalogique des Édentés Xénarthres.

Remarques : 1° D'après une indication de Stirton (1953), un *Chlamythere* figurerait dans la faune de l'Oligocène supérieur de Colombie.

2° La présence de vrais *Mégalonuchinés* dans le Pléistocène argentin, a, mise par Kraglievich, demande encore une confirmation.

3° Le genre *Machlydothierium*, de l'Éocène de Patagonie, est connu par des plaques dermiques (Simpson, 1948, fig. 10 A. B et pl. 8, fig. 1) et peut-être par une dent isolée non figurée dont le Dr. Simpson m'a aimablement communiqué un schéma. Cette forme énigmatique a généralement été considérée comme un Tatou, et placée avec

réserves dans les Chlamythinés. Cependant, ses plaques semi-mobiles, à surface de glissement mal différenciée (alors qu'elle l'est nettement chez les Tatous les plus primitifs), interdisent de la placer dans l'ascendance des Chlamythères mio-pléistocènes. Peut-être représente-t-elle un autre rameau latéral des Dasypodoïdes, éteint sans descendance à la fin de l'Éocène. Mais il n'est pas impossible qu'il s'agisse d'un Paragravigrade : la dent bilobée qu'on lui attribue, et qui a été rapprochée de celles des Chlamythères, pourrait s'accorder aussi avec les dents postérieures des Orophodontinés ; la cuirasse n'est pas sans rappeler celle de *Palaeopeltis*, bien qu'elle montre des traits plus dasypodoïdes, notamment la différenciation d'écaillés cornées accessoires sur les plaques des boucliers, et la présence de quelques gros follicules pileux centraux.

4° Une étude du matériel de Lagoa Santa conservé à Paris et à Copenhague (HOFFSTETTER, c) me conduit à reconnaître, dans la faune pléistocène du Brésil, une diversification des Mégalonychidés plus accusée que celle qu'on y a reconnue jusqu'ici. Le squelette postcranien décrit par WINGE (1915) sous le nom de *Catonyx giganteus* appartient à un grand Mégalonychidé, qui doit recevoir le nom de *Ocnopus gracilis* (Lund). Au contraire, les dents et les quelques éléments céphaliques rapportés à la même espèce par WINGE se rattachent à *Scelidotherium (Catonyx) Cuvieri* (Lund). J'ai pu observer dans la collection LUND deux dents de type *Megalonyx* qui sont sans doute celles d'*Ocnopus*. Ce dernier genre rappelle beaucoup *Megalonyx* par son membre antérieur et par son fémur. Mais son tarse très particulier, et surtout son articulation astragalo-cuboïde, conduisent à le placer dans une sous-famille propre, les *Ocnopodinae* nov.

Le genre *Valgipes*, également de Lagoa Santa, est fondé sur un calcanéum que WINGE attribue à *Scelidotherium « magnum »* (c'est-à-dire *Sc. Cuvieri*). En fait il s'agit encore d'un Mégalonychidé, représentant sans doute une sous-famille particulière, mais trop incomplètement connue pour qu'on puisse en donner une bonne diagnose.

5° A la suite de FLOWER, la plupart des auteurs ont admis que les Fourmiliers dérivent des Gravigrades. Deux objections majeures s'y opposent. Tout d'abord, le pied des Fourmiliers, au moins chez *Myrmecophaga* et *Tamandua*, est primitif, isodactyle, normalement plantigrade, et son astragale conserve un style dasypodoïde, malgré le léger évidemment de l'articulation naviculaire ; il ne peut dériver de celui des Gravigrades ou des Paragravigrades. D'autre part le régime myrmécophage paraît être une spécialisation du régime primitif des Édentés et ne permet pas de supposer aux Fourmiliers des ancêtres phytophages.

Compte tenu de ces observations, on peut s'imaginer la filiation des Xénarthres sous la forme représentée dans la fig. 1.

D'après les travaux classiques, et surtout ceux de G. G. SIMPSON (1931, 1948), on peut admettre que les Xénarthres s'enracinent dans une souche commune, encore inconnue, qui dériverait, probablement au Paléocène inférieur, de Paléanodontes archaïques (pré-Métacheiromyidés). La différenciation de la branche australe porte essentiellement sur l'acquisition de la xénarthrie, l'union de l'ischion avec les vertèbres caudales antérieures, et probablement aussi la présence d'ossifications dermiques. Ces formes ancestrales, qui semblent avoir acquis très tôt la faculté fouisseuse, se nourrissaient probablement — comme beaucoup de Tatous actuels — d'insectes et d'autres petits animaux, voire même de viande putréfiée.

A partir de cette souche, 3 branches majeures présentent une séparation précoce, et peuvent être admises comme infra-ordres.

I. — *Cingulata*. — Le groupe axial est constitué par les Tatous (*Dasyptoidea*) qui conservent au maximum les caractères primitifs du groupe (voir SIMPSON, 1948, p. 81-89), description d'*Utaetus*. La carapace acquiert un style caractéristique, avec des ceintures dorsales imbriquées, tandis que la tête, la région pelvienne et, plus tard, la région scapulaire sont protégées par des boucliers fixes. L'alimentation primitive est conservée jusqu'à nos jours par certaines formes ; des rameaux s'orientent vers un régime plus strictement insectivore (*Stegotheriinae* et *Priodontini*) ; d'autres acquièrent un régime phytophage (*Chlamytheriinae*) ; une branche particulière, enfin, généralement considérée comme carnivore (*Peltephilidae*), pourrait correspondre à un régime nécrophage.

Il n'est pas possible actuellement de préciser la position de deux branches énigmatiques, illustrées par *Pseudorophodon* et *Machlydothorium* ; il se pourrait même que la seconde n'appartînt pas aux *Cingulata*.

Les *Glyptodontes* (*Glyptodontoidea*), connus depuis l'Eocène supérieur, représentent un rameau très divergent, mais peu varié, fortement adapté au régime phytophage, qui retient sur la morphologie des dents et de la tête osseuse et qui s'accompagne de caractères particuliers de la carapace, du rachis et des membres.

II. — *Tardigrada*. — Les Tardigrades (je reprends pour ce terme le sens large que lui attribuait CUVIER) constituent une branche orientée d'emblée vers le régime phytophage. Ils se caractérisent par leur formule dentaire (fondamentalement 5/4) et aussi par la torsion de leur pied vers l'intérieur, entraînant une morphologie aberrante de l'astragale.

Un premier rameau, les Paragravigrades (*Orophodontoidea*), conserve la structure dentaire primitive, et présente une carapace

d'un style particulier (« *Palaeopeltis* »). Rares à l'Eocène (*Proplatyarthrus*), ils atteignent un apogée — d'ailleurs modeste — à l'Oligocène inférieur. On y observe alors, aussi bien dans la morphologie dentaire que dans le tarse (astragale d'*Octodontotherium*), des spécialisations qui n'apparaîtront que beaucoup plus tard chez les vrais Gravigrades. En ce qui concerne la bilobation des dents, *Octodontotherium* dépasse même le stade jamais atteint par ces derniers.

Parallèlement, les Gravigrades (*Megalonychoidea*) se différencient par l'acquisition d'un gros noyan de vasodentine tendre dans leurs dents, et par la perte de la carapace dermique (encore la peau conserve-t-elle une évidente faculté ostéogène jusque dans certaines formes terminales). Après une histoire très discrète, le groupe (peut-être arboricole à ses débuts) se multiplie brusquement à l'Oligocène supérieur, c'est-à-dire au moment où disparaissent les Paragravigrades. C'est au Miocène inférieur qu'il présente sa phase explosive ; mais la forte diversification qui en résulte ne s'écarte jamais du régime phytophage.

A une date non précisée, les Paresseux (*Bradypodoidea*) se séparent du groupe précédent, dont ils conservent la structure dentaire et l'architecture cranienne ; mais ils s'adaptent à un mode de vie très particulier, celui de Grimpeurs suspendus, à régime phytophage.

III. — *Vermilingua*. — Les Fourmiliers (*Myrmecophagoidea*) représentent sans doute un rameau très ancien, où l'on retrouve certains caractères archaïques, directement hérités d'une souche dasypodoïde ou pré-dasypodoïde, associés à une forte spécialisation vers le régime myrmécophage ; l'habitat est terrestre ou arboricole. L'absence de fossiles anté-miocènes s'explique sans doute par le fait que ces animaux sont typiquement les hôtes de la forêt tropicale.

On remarquera que le sous-ordre des Xénarthres a réalisé des types écologiques éminemment originaux. Cette singularité a sans doute joué un rôle protecteur et leur a permis de résister à la concurrence des immigrants plio-pléistocènes d'origine nord-américaine. Beaucoup ont même réussi à s'étendre sur le continent nord-américain, où leur expansion semble avoir été limitée surtout par leurs exigences climatiques respectives. La disparition des formes géantes, survenue à la fin du Pléistocène, est assurément due aux mêmes causes, encore mal connues, qui ont provoqué l'extinction de nombreuses formes holarctiques, africaines et australiennes.

D'autre part, il est intéressant de souligner l'ampleur inattendue des potentialités adaptatives d'un groupe affecté dès l'origine par une forte dégénérescence dentaire. L'absence d'émail n'a pas empêché certains de ses membres de réaliser, par des solutions originales,

une molaire capable de broyer des végétaux, dans laquelle les replis d'émail sont fonctionnellement remplacés par un relief complexe d'ostéodentine (Glyptodontes) ou par des crêtes transversales de dentine compacte (Gravigrades). D'autre part, la tentative des Peltéphilidés vers le régime carnivore apparaît très significative. Si l'on rappelle que des spécialisations aussi variées ont été réalisées malgré la concurrence d'autres Placentaires et de Marsupiaux, on est en droit de supposer que, si les Xénarthres avaient eu la chance d'être isolés dès leur début dans un continent, ils auraient sans doute été capables d'y effectuer une radiation adaptative complète.

*Laboratoire de Paléontologie du Muséum.*

#### TRAVAUX CITÉS

- HOFSTETTER (R.), *a.* — Sur les Gravigrades cuirassés du Déséadien de Patagonie (Note préliminaire). *Mammalia* (sous presse).  
— *b.* — Contribution à l'étude des *Orophodontoidea* (Gravigrades cuirassés). *Ann. Paléont.* (à paraître en 1955).  
— *c.* — Les Gravigrades des cavernes de Lagoa Santa (Minas Gerais, Brésil). *Ann. Sc. Nat. Zool.* (à publier).  
KRAGLIEVICH (J. L.) et RIVAS (S.), 1951. — *Orophodon* Amegh., representante de una nueva superfamilia *Orophodontoidea*... *Com. Inst. Nac. Invest. Cienc. Nat., Zool.*, t. 11, n° 2, p. 9-28.  
SIMPSON (G. G.), 1931. — *Metacheiromys* and the *Edentata*. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, vol. 59, p. 295-381.  
— 1945. — The principles of classification and a classification of Mammals. *Ibid.*, vol. 85, xvi + 350 p.  
— 1948. — The beginning of the age of Mammals in South America. *Ibid.*, vol. 91, art. 4, 232 p., pl. 2-19.  
WINGE (H.), 1915. — Jordfunde og nuvelende Gumlere (Edentata). *E Museo Lundii*, III, 2, 321 p., 42 pl.